云 南 植 物 研 究 2010，Suppl. XVII：89～96
Acta Botanica Yunnanica

乙烯信号参与调控拟南芥响应 PEG 模拟的干旱胁迫反应*

杨 蕾[1**]，孙 萍[2]，林英超[2]，唐中华[2**]
（1 中国科学院上海辰山植物科学研究中心，上海 201602；2 东北林业大学
森林植物生态学教育部重点实验室，哈尔滨 150040）

摘要：拟南芥 *ein2-5*、*ein3-1* 和 *ctr1-1* 是乙烯信号途径中关键基因的突变体，*ein2-5* 对外源乙烯完全不敏感，*ein3-1* 为部分不敏感，而 *ctr1-1* 为组成型乙烯反应突变体。乙烯不敏感突变体 *ein2-5* 和 *ein3-1* 在 PEG 胁迫条件下，其莲座叶的生长、地上生物量、叶面积与 Col-0 和 *ctr1-1* 突变体相比显著地受到抑制，表明乙烯信号对 PEG 胁迫下拟南芥的形态生长具有积极调控的作用；对各突变体中的叶片水势、相对含水量、MDA 含量等各项生理指标进行测定，其结果表明在响应干旱胁迫的反应中，乙烯信号能够调控植物降低水势来维持一定的细胞渗透压，具有更好的保水能力，产生的 MDA 含量相对较低。乙烯信号在提高植物抗旱性的过程中能够积极地调控渗透调节物质可溶性糖的生成，说明乙烯信号对植物体提高渗透调节能力，抵御干旱胁迫起到了积极的调控作用。

关键词：乙烯；信号转导；干旱胁迫；PEG
中图分类号：Q 945 **文献标识码**：A **文章编号**：0253-2700(2010) Suppl. XVII-089-08

Ethylene Signal is Involved in Regulating *Arabidopsis* Response to Drought Stress Stimulated by PEG*

YANG Lei[1**]，SUN Ping[2]，LIN Ying-Chao[2]，TANG Zhong-Hua[2**]
（1 *Shanghai Chenshan Plant Science Research Center*，*Chinese Academy of Sciences*，Shanghai 201602，China；
2 *Key Laboratory of Forest Plant Ecology*，*the Ministry of Education of China*，
Northeast Forestry University，Harbin 150040，China）

Abstract：*Arabidopsis ein2-5*，*ein3-1* and *ctr1-1* are mutants in key genes of ethylene signaling transduction pathway. *ein2-5* is absolutely insensitive to ethylene，*ein3-1* is partly insensitive to ethylene，while *ctr1-1* is constitutive triple response mutant. The morphological observation and measurement showed the rosette growth，shoot biomass and leaf area under PEG stress were restrained more significant in ethylene insensitive mutants *ein2-5* and *ein3-1* than in Col-0 and *ctr1-1*. From the results，we can conclude that ethylene signal plays a positive role in regulating *Arabidopsis* growth and morphology under PEG stress. We also determined the physiological status in Arabidopsis under PEG stress. It was indicated that ethylene signal could regulate the plant to reduce the water potential to keep the osmotic potential，resulting in retaining water and enhance the drought tolerance. In the response of ethylene signal to drought，there was more osmotic modulatory substance soluble sugar. And the substance synthesized to a high level in fine ethylene signal pathway plants under PEG stress. We can conclud that ethylene signal can positively mediate the plant to adapt drought stress.

Key words：Ethylene；Signaling transduction；Drought stress；PEG

---

* 基金项目：国家自然科学基金青年科学基金项目（31000176）
** 通讯作者：Author for correspondence；E-mail：nefuyl@gmail.com，responsible for morphological analysis；and E-mail：tangzh@nefu.edu.cn，responsible for plant physiological analysis
作者简介：杨蕾（1981－）女，博士，主要研究方向：植物抗逆生理生态学。

气体植物激素乙烯（ethylene）在整个生活史中调控植物的发育和各种生理过程，包括种子萌发、器官衰老、果实成熟、叶片脱落、单性花性别决定、细胞程序性死亡及对逆境和病原菌侵染的反应等过程（ Bleecker 等，2000；Johnson and Ecker，1998）。同时，乙烯也是植物体响应生物和非生物胁迫的重要信号分子之一，很多逆境胁迫下都可以诱导乙烯的产生，因此乙烯被认为是一种胁迫激素（Lorenzo 等，2003；Kim 等，2003）。乙烯在胁迫条件下完成其诱导基因的表达是通过乙烯的信号转导途径来实现的，有证据表明乙烯信号参与了植物适应胁迫的反应过程（Solan 等，1998；Tieman 等，2001）。

典型的乙烯反应是双子叶黄化幼苗的“三重反应”，在拟南芥中表现为抑制下胚轴和根细胞的延伸；下胚轴缩短并加粗生长；顶端弯钩形成（Ecker，1995；Roman and Ecker，1995），“三重反应”为大规模筛选乙烯突变体提供了便利。在对相关乙烯突变体的遗传和分子分析的基础上，人们建立了从乙烯信号感知到转录调控的线性信号转导模型（安丰英和郭红卫，2006）。在拟南芥中，外界乙烯气体信号首先与含有 5 个成员（ETR1、ETR2、ERS1、ERS2 和 EIN4）的乙烯受体家族结合。遗传分析表明，乙烯与受体结合能使其失活，而未结合的受体会激活乙烯信号途径下游唯一的负调控组分 CTR1（Guo and Ecker，2004）。正调控组分 EIN2，EIN5，EIN6 和 EIN3/EILs 位于 CTR1 的下游。EIN2 被认为是乙烯信号途径正常传递的一个核心组分，为下游许多防卫反应和生理功能所必须。在 EIN2 下游的乙烯信号途径由一个植物所特有的核蛋白 EIN3 来介导（Chao 等，1997），EIN3 属于一个小的初级转录因子家族，初级转录因子将乙烯信号激活，ERFs（ethylene response factors）等次级转录因子进行调控乙烯反应相关基因的表达（Potuschak 等，2003；Guo and Ecker，2004）。

本研究中涉及到的乙烯信号转导途径中的关键因子包括 EIN2、EIN3 和 CTR1，其对应的突变体 *ein2-5* 对乙烯完全不敏感，*ein3-1* 对乙烯部分不敏感，而 *ctr1-1* 则是组成型乙烯反应突变体。我们应用这 3 种突变体来探讨乙烯信号在拟南芥响应 PEG 模拟的干旱胁迫下的调控作用。

聚乙二醇（PEG）是非离子、长链、惰性的高分子化合物，被广泛用于渗透调节剂，来模拟植物干旱胁迫（Bussis，1998）。水分是植物生长的重要因子之一，水分影响着植物的形态变化，干旱胁迫是各种环境胁迫中最普遍、最常见的逆境胁迫之一。干旱胁迫能够降低植物对水分的吸收及利用，导致细胞失水所引起的生长率下降。干旱胁迫引起植物地上生物量的减少，可能是因为根系中激素信号物质的调控而诱导的；干旱胁迫的特异性作用导致须根的形成，也同时影响到生长。总之，干旱胁迫可明显影响植物根部以及地上部分的生长状态，对植物的形态建成起着关键性的作用。

已有研究报道表明乙烯信号转导途径中的 ETR1 和 EIN2 对拟南芥抵御 NaCl 盐胁迫和甘露醇渗透胁迫起到了积极的调控作用（Wang 等，2007，2008；Cao 等，2007），说明乙烯参与调控了植物体响应胁迫环境的生理过程，并对拟南芥提高抗性发挥重要的作用。同时，植物激素乙烯对胁迫环境下植物体的生长及形态建成也具有影响（Pierik 等，2007）。目前对乙烯信号参与干旱胁迫所引起的生理响应机制尚未见报道，因此本文以乙烯信号转导途径中关键因子的突变体拟南芥为材料，研究其在 PEG 模拟的干旱胁迫下的形态特征及生理响应特点，目的在于揭示乙烯信号对拟南芥抵御干旱胁迫的影响，对揭示植物体抗旱过程中乙烯信号的调控机制，以及抗旱植物的筛选具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 材料

拟南芥（*Arabidopsis thaliana*（L.）Heynh）为 Columbia 生态型（Col-0）、突变体 *ein2-5*、*ein3-1* 和 *ctr1-1*，其种子由北京大学郭红卫教授惠赠。将种子表面消毒后播种在 MS 培养基上，置于 4℃冰箱中避光春化 4 d 后转入光照培养，光照强度为 160 μmol photons $m^{-2} s^{-1}$，光周期为 16/8 h（昼/夜），培养温度为 23℃，湿度为 60%。将 MS 培养基中见光生长 1 周后的幼苗，转移至营养土和蛭石按体积 1∶1 混合的介质中培养，培养 15 d 后将其进行渗透胁迫处理。对照条件为 Hoagland 营养液浇灌的基质培养，渗透胁迫条件为含有 5%、10%和 15% PEG 的营养液浇灌的基质培养，处理 15 d 时，取其莲座叶为实验材料。

1.2 地上生物量和叶面积的测定

将处理后的植株剪根后于去离子水中冲洗干净，擦干表面后称其鲜重质量，为地上鲜重生物量。

叶面积的测定采用叶面积测量仪（AM 300，ADC Bio-scientific Ltd.，UK），每个样品为 5 株拟南芥植株的平均值，样品重复测定 3 次。

1.3 叶片水势的测定

本实验水势用 PSΨPRO™ 露点式水势仪（WESCOR，INC.）测定。经预实验总结参数设定如下：冷却时间 60.0 s，平衡时间 4.0 s，读取平均值范围 30.0 s，测定区域 50.0 s。

1.4 相对含水量（RWC）的测定

称叶片的鲜重，将叶片放入到蒸馏水中，室温放置 24 h，使叶片恒重，再称取叶片重量，即饱和鲜重。将叶片置于 70℃烘箱中干燥 48 h，称其干重。相对含水量的计算公式为：RWC =（鲜重－干重）/（饱和鲜重－干重）×100%。

1.5 丙二醛（MDA）含量的测定

MDA 含量的测定采用硫代巴比妥酸（TBA）法。称 0.5 g 经液氮速冻后研碎的植物叶片粉末，放入 15 mL 离心管中加入 5 mL 5% TCA 溶液，摇匀后在 3 000 r/min 下离心 10 min；取上清液 2 mL，加入 0.67% TBA 溶液 2 mL，混匀后在 100℃ 水浴上煮沸 30 min，冷却后再离心一次。分别测定上清液在 450 nm、532 nm 和 600 nm 波长下的吸光度值，计算单位鲜量组织中的 MDA 含量（$\mu mol \cdot g^{-1}$）。

1.6 可溶性糖含量的测定

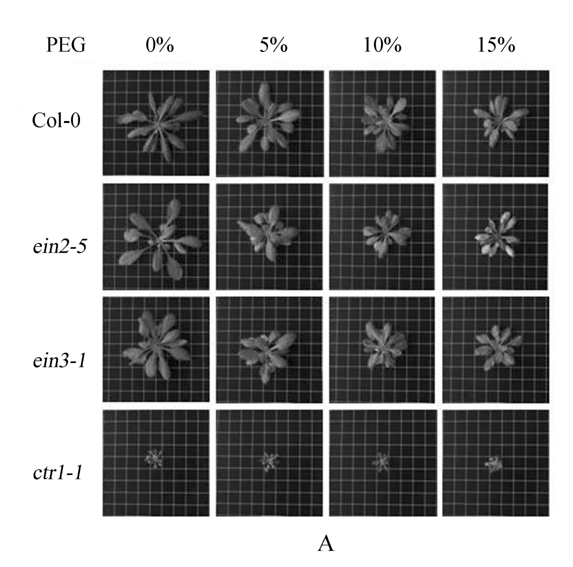
拟南芥莲座叶叶片中果糖（fructose，Fru）、葡萄糖（glucose，Glc）和蔗糖（sucrose，Suc）等 3 种可溶性糖含量的测定参照 Correia 等（2006）。称取液氮研磨的组织材料 0.2 g，加入 80%的乙醇溶液，超声提取 20 min 后离心（13 000 r/min，10 min），取上清液。在剩余沉淀中加入 1 mL 80%的乙醇，按以上步骤重复提取两次，将上清液合并后用真空浓缩仪浓缩至干。再加入 1 mL 80%乙醇复溶，经 1 mL 0.45 μm 滤器过滤后进行 HPLC 检测。HPLC 检测条件：流动相为乙腈：水＝75：25；流速为 1.5 mL/min；色谱柱为 YMC-Pack Polyamine II（PB12S05－2546WT 250×4.6 mmI. D.）；柱温箱温度为 35℃；检测器为 Waters 公司蒸发光散色检测器。

2 结果与分析

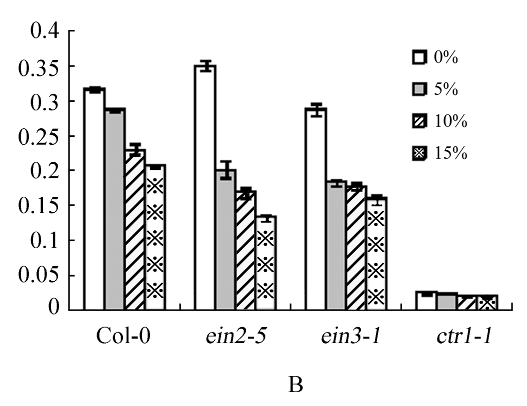
2.1 PEG 处理下野生型拟南芥及各乙烯突变体的地上生物量

在植物体的生长过程中，外界的胁迫环境是最积极、最活跃的要素，其对植物体的营养生长将产生不同程度的损伤，抑制植物体正常的生长状态。我们对 PEG 模拟的干旱胁迫下的野生型拟南芥 Col-0 及乙烯突变体 *ein2-5*、*ein3-1* 和 *ctr1-1* 的形态进行观察并将其量化，来研究乙烯信号表达强弱不同的各植株对干旱胁迫的响应。

乙烯完全不敏感突变体 *ein2-5* 在没有 PEG 胁迫的条件下，其莲座叶的最大宽幅比野生型 Col-0 大，乙烯部分不敏感突变体 *ein3-1* 在没有 PEG 胁迫的条件下，其莲座叶的最大宽幅与 Col-0 没有较大差异（图 1A），而在施加了 PEG 的条件下，*ein2-5* 和 *ein3-1* 突变体莲座叶的生长与 Col-0 对照相比明显受到抑制，尤其是 *ein2-5*，其叶片在 15% PEG 处理下已经变黄枯萎。



A



B

图 1 野生型拟南芥和各乙烯突变体在 PEG 胁迫条件下的地上生物量

A，莲座叶的生长状态；B，地上生物量

Fig. 1 Shoot biomass of Col-0 and different ethylene mutants under PEG stress

A，the growth of rosette；B，shoot biomass

两种乙烯不敏感突变体的地上生物量随着干旱胁迫的加重急剧减小，其减小幅度远远超过 Col-0 受干旱胁迫影响而减小的生物量。*ctr1-1* 突变体的表现恰恰相反，其叶片的生长发育在 PEG 处理下没有发生显著的差异，地上部分的生物量在各处理条件下也均维持在恒定的水平，如图 1B 所示。

2.2 PEG 处理下野生型拟南芥及各乙烯突变体莲座叶的叶面积

同样，我们对不同 PEG 胁迫处理条件下的各突变体植株的莲座叶叶面积进行了观察和测定。各突变体植株的莲座叶的生长都不同程度地受到干旱胁迫的抑制，其中 *ein2-5* 减小程度最为明显，而 *ctr1-1* 受干旱胁迫所产生的影响最不明显，如图 2A 所示。对其单片叶的叶面积进行测定，在图 2B 的结果中，Col-0 在不同浓度 PEG 的干旱胁迫条件下叶面积都有所减小，但减小幅度均不超过 50%。*ein2-5* 突变体的叶面积随干旱浓度的升高减小幅度增大，尤其在 15% PEG 的条件下，其叶面积减小到原来的 25%，*ein2-5* 对干旱胁迫最为敏感。突变体 *ein3-1* 的叶面积对干旱胁迫的响应与突变体 *ein2-5* 表现有所相似，叶面积的伸展在干旱胁迫下也受到明显的抑制。对干旱胁迫最不敏感的 *ctr1-1*，其叶面积在各浓度的 PEG 处理下均没有显著差异，说明干旱胁迫对 *ctr1-1* 的生长没有产生显著影响。

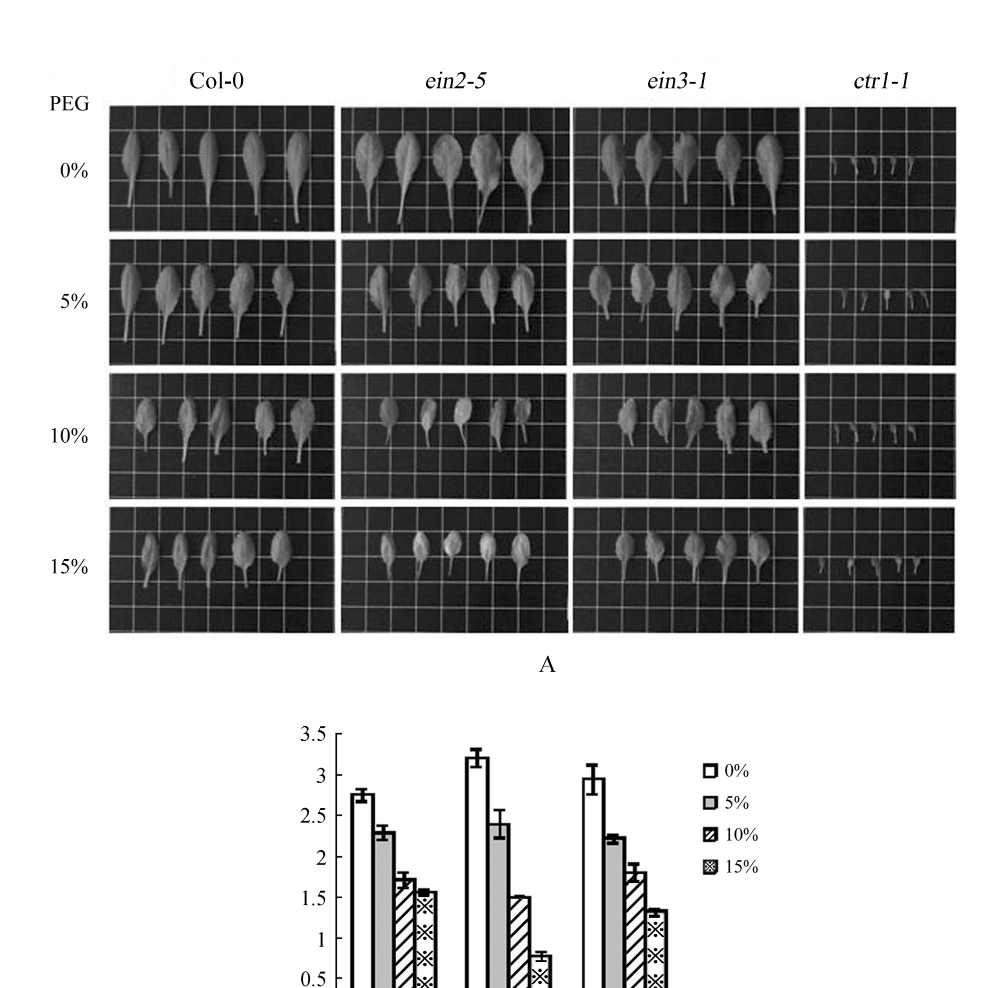


图 2 干旱胁迫下野生型拟南芥和各乙烯突变体的叶面积

Fig. 2 Leaf area in Col-0 and different ethylene mutants under drought stress

尽管乙烯通常被认为与植物衰老进程中光合体系的受损有关，同时它也能够保持较高的光合速率，使植物体内的内源葡萄糖含量水平得以提高（Pierik 等，2006），从而影响植物对糖的敏感性，乙烯不敏感植株对内源葡萄糖的感知更加敏感，这也是决定植物细胞延伸乃至叶片生长的因素之一。本文中乙烯不敏感突变体在干旱胁迫条件下其叶面积显著减小的结果正印证了这个观点。

2.3　PEG 处理下野生型拟南芥及各乙烯突变体的根长

对 PEG 处理下野生型拟南芥和各突变体的根长进行测定，结果如图 3 所示，Col-0 和各突变体植株在 PEG 胁迫处理下其根长均有增加的趋势，说明拟南芥植株为了适应干旱胁迫，增加根长以扩大吸收水分的有效面积。而 Col-0 和各突变体植株表现的不同在于，Col-0 和 *ctr1-1* 的根长均有随着 PEG 浓度的增大而增加的趋势；而乙烯不敏感突变体 *ein2-5* 和 *ein3-1* 中，其根长在各浓度的 PEG 的处理下均明显高于对照，但是随 PEG 浓度的增大根长却相应地减小。说明对于乙烯不敏感植株 *ein2-5* 和 *ein3-1*，根长的生长一方面表现出干旱胁迫下增加的趋势，另一方面还表现出高浓度 PEG 较低浓度 PEG 的胁迫对其根长生长也有一定的抑制作用。而在具有完整乙烯信号的 Col-0 和 *ctr1-1* 突变体中，这种激发根长生长的同时却没有抑制作用的存在。

2.4　PEG 处理下野生型拟南芥和各乙烯突变体叶片中的水势

植物细胞的水势体现了植物体内水分的能量状态，与土壤和大气中的水分联系起来，直接决定着植物对水分的吸收、运输和散失过程。因而水势可用于反应植株的水分利用状况和耐旱特征，是衡量植物抗旱性的一个重要生理指标。通常情况下干旱胁迫能够使植物水势呈现降低趋势从而起到渗透调节的作用。结果如图 4 所示，乙烯不敏感突变体 *ein2-5* 和 *ein3-1* 在干旱处理下其叶片水势没有明显的变化，而野生型拟南芥 Col-0 和组成型乙烯突变体 *ctr1-1* 叶片水势均随 PEG 浓度增大而呈现降低的趋势，说明乙烯信号响应干旱胁迫反应中，能够调控植物降低水势来维持一定的细胞渗透压，从而起到保水的作用，能够更好地适应胁迫环境，而乙烯信号对于胁迫环境的适应具有积极的信号转导调控机制。

2.5　PEG 处理下野生型拟南芥和各乙烯突变体叶片的相对含水量

在水分生理生态学研究中多采用相对含水量（Relative water content，RWC）来确定干旱胁迫，因此本研究对 PEG 处理下的野生型拟南芥 Col-0 和各乙烯突变体的 RWC 进行了测定。结果如图 5 所示，在低浓度的 PEG（5%）胁迫条件下，Col-0 和各突变体植株叶片的 RWC 与没有进行处理的对照相比没有显著的变化，而在高浓度的 PEG（10%和 15%）胁迫条件下，各植株叶片的 RWC 均有所降低，这可能是干旱胁迫下细胞失水而造成的。而乙烯不敏感突变体 *ein2-5* 和 *ein3-1* 的 RWC 与 Col-0 和 *ctr1-1* 相比较，前两者的 RWC 降低更为明显，Col-0 和 *ctr1-1* 具有相对较高的保水能力，说明乙烯信号

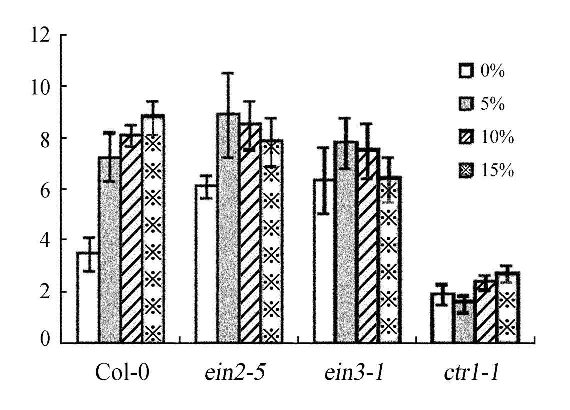


图 3　干旱胁迫下野生型拟南芥和各乙烯突变体的根长

Fig. 3　Root length in Col-0 and different ethylene mutants under drought

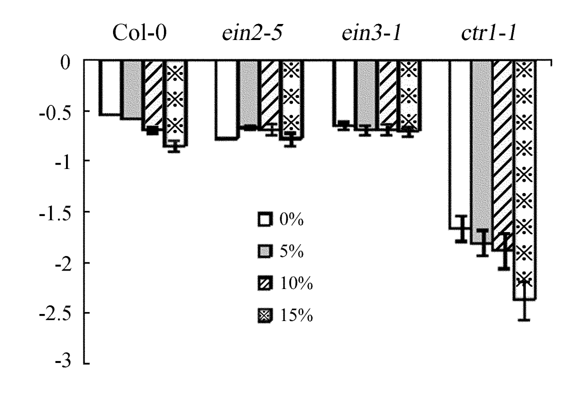


图 4　干旱胁迫下拟南芥野生型和各乙烯突变体叶片中的水势

Fig. 4　The water potential of Col-0 and ethylene mutants leaves under drought

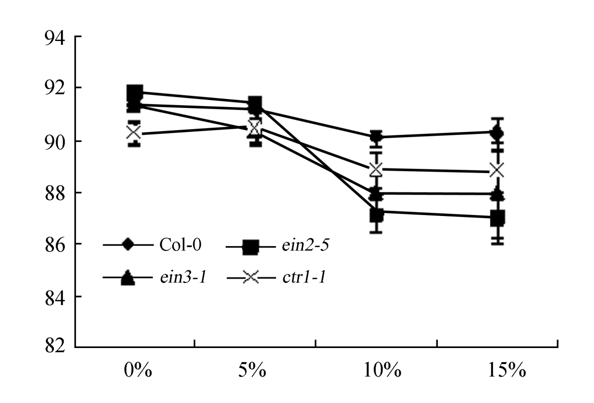


图 5 PEG 模拟干旱胁迫对野生型及乙烯突变体叶片相对含水量的影响

Fig. 5 Effects of PEG simuluta drought on relative water content of Col-0 and ethylene mutants

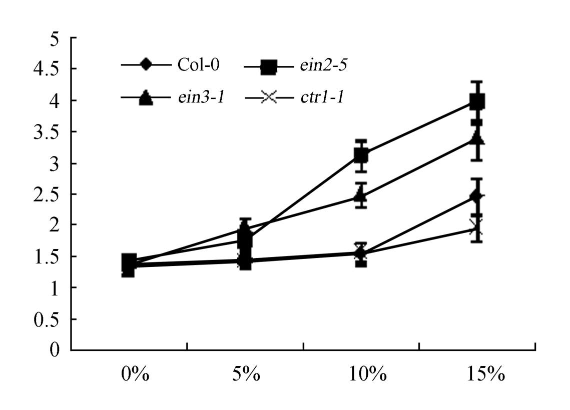


图 6 干旱胁迫下野生型拟南芥和各乙烯突变体叶片中的丙二醛含量

Fig. 6 MDA content of Col-0 and ethylene mutants leaves under drought

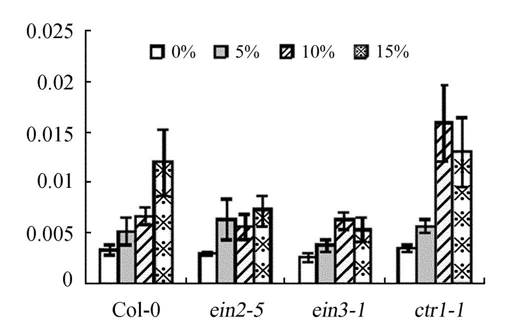
完整或者过强表达的植物体具有更好的适应干旱胁迫保持细胞水分的能力，乙烯信号在响应干旱胁迫过程中具有积极的调控保水作用。

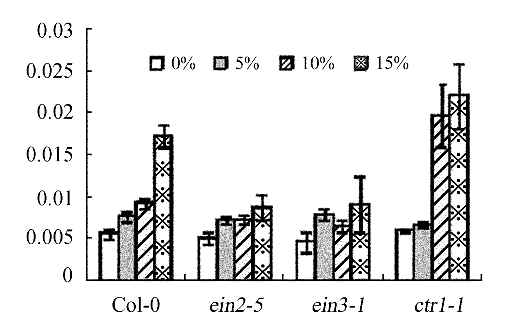
2.6 PEG 处理下野生型拟南芥和各乙烯突变体叶片中 MDA 的含量

植物器官在衰老时，或在逆境条件下，往往发生膜脂过氧化作用，丙二醛（malondialdehyde，MDA）是其产物之一，通常利用它作为脂质过氧化指标，表示细胞膜脂过氧化程度和植物对逆境条件反应的强弱。干旱胁迫下常常伴随引发氧化胁迫，当植物受到干旱胁迫时，细胞内自由基的产生和清除之间的平衡被打破，自由基积累过多，就会伤害细胞，自由基伤害细胞的主要途径就是加速脂膜过氧化链式反应，自由基增多，破坏细胞膜结构，膜脂过氧化产物 MDA 的含量相应增加。我们对 PEG 模拟的干旱胁迫下各拟南芥突变体植株叶片的 MDA 含量进行测定，研究不同乙烯信号转导强度下的植株个体受干旱胁迫伤害的程度。结果如图 6 所示，在不同浓度的 PEG 处理下，各拟南芥植株叶片中 MDA 的含量均显示不同程度的增加，尤以乙烯不敏感突变体 *ein2-5* 和 *ein3-1* 最为明显，在浓度为 15％的 PEG 胁迫处理下，这两种突变体叶片中 MDA 的含量可达到对照水平的 3 倍左右，而 Col-0 和 *ctr1-1* 突变体叶片中的 MDA 含量在 15％的 PEG 处理下其含量也不超过对照水平的 2 倍。说明 PEG 模拟的干旱胁迫对乙烯不敏感植株 *ein2-5* 和 *ein3-1* 叶片细胞膜的伤害更为严重，产生的 MDA 含量较高，乙烯信号不完整的植株对干旱胁迫更加敏感，更易引起细胞损伤，而同时证明了乙烯信号能够调控 Col-0 和 *ctr1-1* 植株具有较高的抗旱性，使细胞膜损伤的程度大大降低，产生的 MDA 含量相对较低。以上结果证明乙烯信号在提高植物抗旱性的过程中起到积极的调控作用。

2.7 PEG 处理下野生型拟南芥和各乙烯突变体叶片中可溶性糖的含量

不同浓度的 PEG 模拟的干旱胁迫下，野生型拟南芥 Col-0 和乙烯突变体 *ein2-5*、*ein3-1*、*ctr1-1* 中可溶性糖的变化如图 7 所示。结果表明生长在不同干旱胁迫下的植株，可溶性糖的含量都高于没有施加 PEG 的对照组。其中 Col-0 和 *ctr1-1* 中，蔗糖和葡萄糖在高浓度的 PEG 胁迫下积累量更高，均可达到对照水平的 2 倍以上，而在乙烯不敏感突变体 *ein2-5* 和 *ein3-1* 中，这两种糖的积累水平不及 Col-0 和 *ctr1-1* 中的水平高。而对于果糖的含量，在四种基因型的拟南芥中均有所升高，但不及蔗糖和葡萄糖的变化幅度大。说明在干旱过程中，蔗糖和葡萄糖是主要的渗透调节物质；而对于乙烯信号通路完整的 Col-0 和乙烯信号过量表达的 *ctr1-1*，蔗糖和葡萄糖在干旱胁迫下能很快地起到调节作用，说明乙烯信号对植物体提高渗透调节能力，抵御干旱胁迫起到了积极的调控作用。





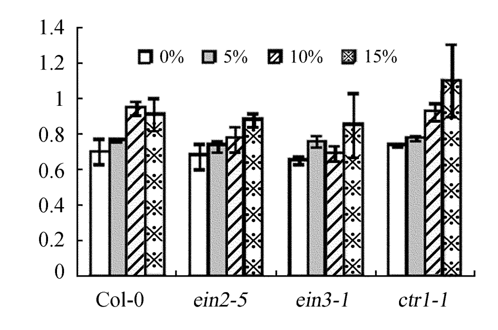


图 7　干旱胁迫下野生型拟南芥和各乙烯突变体叶片中可溶性糖的含量

Fig. 7　Soluble sugar content of Col-0 and ethylene mutants leaves under drought

3　讨论

乙烯是调控植物衰老的重要气态激素，近年来也被证明是正向调控植物抗胁迫响应的重要分子。在正常条件下乙烯具有调控植物衰老进程的功能，那么在干旱胁迫条件下，乙烯调控植物抗旱性上具有怎样的功能以及其生理机制是怎样的呢？为此我们以乙烯信号途径中关键基因的突变体为研究材料，阐明乙烯信号参与拟南芥在 PEG 模拟的干旱胁迫下应答反应的形态特征及生理响应，为提高作物的抗旱性提供理论指导依据。

尽管乙烯通常被认为与衰老进程中光合体系的受损有关，同时它也能够保持较高的光合速率，使植物体内内源葡萄糖含量水平得以提高（Pierik 等，2006），从而影响植物对糖的敏感性，乙烯不敏感植株对内源葡萄糖的感知更加敏感，这也是决定植物细胞延伸乃至叶片生长的因素之一。本文中乙烯不敏感突变体 *ein2-5* 和 *ein3-1* 在 PEG 干旱胁迫条件下其叶面积显著减小，而 *ctr1-1* 突变体的叶面积在 PEG 胁迫下没有发生显著差异，这个结果印证了上述的观点。对地上生物量和根长等形态指标进行测定的结果也同样证明了在拟南芥响应 PEG 胁迫的过程中，乙烯信号对植株的生长具有积极的调控作用。

我们进一步对 PEG 胁迫条件下的野生型拟南芥 Col-0 和各乙烯突变体的叶片水势、相对含水量、MDA 含量等生理指标进行了分析。野生型拟南芥 Col-0 和组成型乙烯突变体 *ctr1-1* 叶片水势均随 PEG 浓度增大而降低；乙烯不敏感突变体 *ein2-5* 和 *ein3-1* 在高浓度的 PEG 胁迫处理下，与 Col-0 和 *ctr1-1* 相比较，RWC 降低更为明显，Col-0 和 *ctr1-1* 具有相对较高的保水能力；乙烯不敏感突变体 *ein2-5* 和 *ein3-1* 中，高浓度的 PEG 胁迫处理下，MDA 含量增加幅度较大，而 Col-0 和 *ctr1-1* 突变体叶片中的 MDA 含量增加幅度较小。这些结果均说明乙烯信号响应干旱胁迫反应中，能够调控植物降低水势来维持一定的细胞渗透压，具有更好的适应干旱胁迫保持细胞水分的能力，使细胞膜损伤的程度大大降低，产生的 MDA 含量相对较低。乙烯信号在提高植物抗旱性的过程中起到积极的调控作用。

植物体内可溶性糖不仅是干旱胁迫下良好的渗透调节物质，同时糖与各种激素信号途径之间有复杂而广泛的联系。葡萄糖与乙烯之间的相互拮抗作用部分是通过 ABA 合成与信号转导介导的，而通过己糖激酶（HXK）这一葡萄糖传感蛋白进行的 ABA 合成与信号转导受葡萄糖调节，因此己糖激酶是糖与激素信号联系的一个关键元件（Rolland and Sheen，2005）。糖与激素信号之间的联系以及它们之间对植物生长发育的协同调控作用，对认识植物生长发育的信号调控网络、并从信号水平上调控植物生长发育来说具有重要意义。糖与激素信号互作可能是植物整合内外环境与营养信号进而调控植物代谢活动以适应逆境胁迫的方式之一。因此我们测定 PEG 模

拟的干旱胁迫下野生型 Col-0 和各乙烯突变体中可溶性糖的含量，对探讨乙烯响应胁迫环境下的信号转导机制具有重要意义。

综上，本研究利用气态激素乙烯的遗传学背景所得到的乙烯信号转导途径中关键基因的突变体，来研究乙烯在拟南芥响应干旱胁迫应答中的生物学功能。从形态学和生理学两个水平进行研究阐述，较详尽地揭示了乙烯信号在拟南芥响应干旱胁迫中的生理响应特点。研究结果为提高作物的抗旱性机制研究以及抗旱作物的筛选提供依据。

致谢 诚挚感谢中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所陈晓亚院士对本文撰写的支持与帮助，感谢北京大学生命科学学院郭红卫博士无私地馈赠实验种子。

〔参 考 文 献〕

An FY (安丰英), Guo HW (郭红卫), 2006. Molecular Mechanism of Ethylene Signal Transduction [J]. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), **23** (5): 531—542

Bleecker AB, Kende H, 2000. Ethylene: a gaseous signal molecule in plants [J]. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, **16**: 1—18

Bussis W, 1998. Absorption of polyethylene glycol by plants and their effects on plant grown [J]. *Journal of Experiment Botany*, **49** (325): 1361—1370

Cao WH, Liu J, He XJ *et al.*, 2007. Modulation of ethylene responses affects plant salt-stress responses [J]. *Plant Physiology*, **143**: 707—719

Chao Q, Rothenberg M, Solano R *et al.*, 1997. Activation of the ethylene gas response pathway in Arabidopsis by the nuclear protein ETHYLENE-INSENSITIVE3 and related proteins [J]. *Cell*, **89**: 1133—1144

Correia MJ, Osorio ML, Osorio J *et al.*, 2006. Influence of transient shade periods on the effects of drought on photosynthesis, carbohydrate accumulation and lipid peroxidation in sunflower leaves [J]. *Environmental and Experimental Botany*, **58**: 75—84

Ecker J R, 1995. The ethylene signal transduction pathway in plants [J]. *Science*, **268**: 667—675

Guo HW, Ecker JR, 2004. The ethylene signalling pathway: new insights [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, **7**: 40—49

Johnson PR, Ecker JR, 1998. The ethylene gas signal transduction pathway: a molecular perspective [J]. *Annual Review of Genetics*, **32**: 227—254

Kim CY, Liu Y, Thorne ET *et al.*, 2003. Activation of a stress-responsive mitogen-activated protein kinase cascade induces the biosynthesis of ethylene in plants [J]. *Plant Cell*, **15**: 2707—2708

Kendric MD, Chang C, 2008. Ethylene signaling: new levels of complexity and regulation [J]. *Current Opinion in Plant Biology*, **11** (5): 479—485

Lorenzo O, Piqueras R, Sanchez-Serrano J *et al.*, 2003. ETHYLENE RESPONSE FACTOR 1 integrates signals from ethylene and jamonate pathway in plant defense [J]. *Plant Cell*, **15**: 165—178

Pierik P, Tholen D, Poorter H *et al.*, 2006. The janus face of ethylene: growth inhibition and stimulation [J]. *Trends in Plant Science*, **11**: 176—183

Pierik R, Sasidharan R, Voesenek LACJ, 2007. Growth control by ethylene: adjusting phenotypes to the environment [J]. *Plant Growth Regulation*, **26**: 188—200

Potuschak T, Lechner E, Parmentier Y *et al.*, 2003. EIN-3 dependent regulation of plant ethylene hormone signaling by two *Arabidopsis* F box proteins: EBF1 and EBF2 [J]. *Cell*, **115**: 679—689

Rolland F, Sheen J, 2005. Sugar sensing and signaling networks in plants [J]. *Biochemical Society Transactions*, **33**: 269—271

Roman G, Ecker JR, 1995. Genetic analysis of a seedling stress response to ethylene in *Arabidopsis* [J]. *Philosophical Transactions B: Biological Science*, **350**: 75—81

Solano R, Stepanova A, Chao Q *et al.*, 1998. Nuclear events in ethylene signaling: a transcriptional cascade mediated by ETHYLENE-INSENSITIVE 3 and TTHYLENE-RESPONSE-FACTOR [J]. *Gene Development*, **12**: 3707—3714

Tieman DM, Ciardi JA, Taylor MG, 2001. Members of the tomato LeEIL (EIN-like) family are functionally redundant and regulante ethylene responses throughout plant development [J]. *The Plant Journal*, **26**: 47—58

Wang YN, Liu C, Li KX *et al.*, 2007. Arabidopsis EIN2 modulates stress response through abscisic acid response pathway [J]. *Plant Molecular Biology*, **64**: 633—644

Wang YN, Wang T, Li KX *et al.*, 2008. Genetic analysis of involvement of ETR1 in plant response to salt and osmotic stress [J]. *Plant Growth Regulation*, **54**: 261—269